Rev. Écol. Biol. Sol, 1981, **18** (4) : 531-549.

Critères écophysiologiques (transpiration, respiration) permettant de séparer une espèce souterraine d'une espèce de surface chez les Insectes Collemboles [1]

PAR

G. VANNIER et B. VERDIER

E.R. 204 du C.N.R.S., Laboratoire d'Écologie Générale du Muséum National, 4, avenue du Petit-Château, F-91800 Brunoy

INTRODUCTION

L'écologiste n'a pas pour unique mission de dresser l'inventaire spécifique des systèmes naturels, il a également le souci de comprendre le rôle et la place de chaque organisme vivant à l'intérieur d'un écosystème. La présence d'une espèce dans un sous-système comme le sol et ses annexes (domaine souterrain, sols suspendus épiphytiques, nids, terriers, etc...) peut s'expliquer par la connaissance de sa niche écologique. En effet, selon ODUM (1971), la niche écologique d'une espèce comprend non seulement l'espace physique occupé par celle-ci, mais aussi son rôle fonctionnel dans la communauté (comme par exemple son impact trophique) et son comportement dans les différents gradients de l'environnement (température, humidité, pH et autres facteurs physico-chimiques).

Malgré leur grande mobilité, les espèces animales du sol occupent une place déterminée à l'intérieur du système édaphique *sensu lato*, depuis la lithosphère (roche-mère) jusqu'à la phyllosphère (strate herbacée). Cet endroit précis ou biotope est caractérisé par des conditions écologiques idéales (climat, nourriture) qui permettent aux individus d'une espèce d'accomplir de manière optimale leurs principales fonctions physiologiques (respiration, transpiration, reproduction). On a pu ainsi classer les faunes selon leur

(1) Recherche effectuée dans le cadre de l'A.T.P. n° 3573 du C.N.R.S. intitulée : Transferts hydriques chez deux espèces épigées et cavernicoles d'Insectes Collemboles (1978-1980).

Reçu le 15-7-81.

appartenance à un niveau mésologique précis (endogé, édaphique, épigé, etc...) ou selon les conditions de vie particulières (hygrophile, mésophile, xérophile, etc...). Cette classification souligne en fait le caractère adaptatif de chaque espèce à son milieu qui est le plus souvent révélé dans la morphologie et le comportement écophysiologique des individus.

La discrimination d'espèces vivant dans des milieux nettement séparés est assez facile à établir après une bonne observation morphologique ou un test écophysiologique. En revanche, la tâche devient plus ardue lorsqu'il

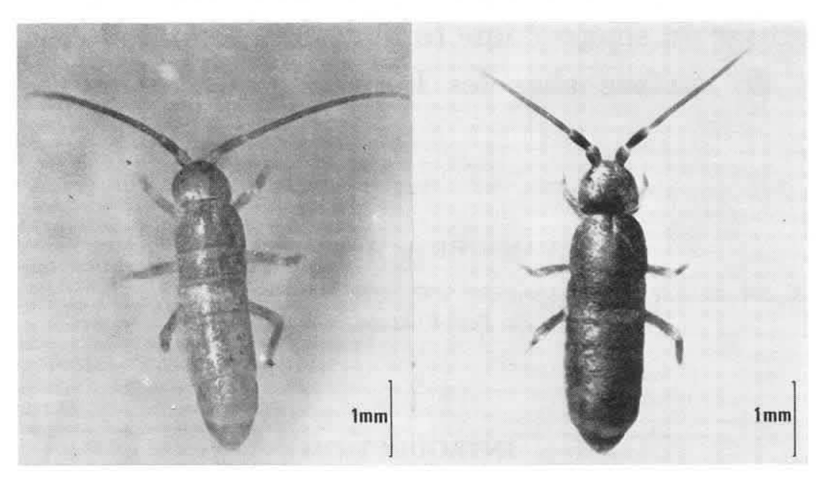


Fig. 1. — Habitus des deux espèces de Collemboles Tomoceridae : à gauche, *Tomocerus problematicus* Cassagnau, espèce cavernicole ; à droite, *Tomocerus minor* (Lubbock), espèce de surface.

s'agit de différencier deux espèces d'une même lignée dont les individus se côtoient dans le même biotope à la faveur d'une situation écologique particulière. C'est le cas par exemple des espèces de Collemboles Tomoceridae, *Tomocerus minor* (Lubbock) litiéricole et *Tomocerus problematicus* Cassagnau troglobie qui se rencontrent sur le même site écologique à l'intérieur de la grotte de Sainte-Catherine dans les Pyrénées ariégeoises (Thibaud et Vannier, 1978 ; Kilbertus et Vannier, 1981).

Morphologiquement les deux espèces ont la même allure générale, l'espèce cavernicole est quelque peu dépigmentée lui conférant ainsi un aspect gris métallisé, alors que l'espèce de surface est plus sombre, pouvant même prendre une teinte noir foncé (Fig. 1). Les principaux caractères morphologiques de leur diagnose spécifique sont rappelés dans le tableau II à la fin de cet article.

Sur le plan de la nutrition, nous avons observé que *Tomocerus minor* a un régime alimentaire fongivore avec une nette tendance organophagique qu'il conserve à l'intérieur de la grotte. *Tomocerus problematicus* se nourrit parfois d'éléments fongiques mais ingère plutôt de grandes quantités d'argile (Kilbertus et Vannier, 1981).

En considérant le comportement écophysiologique des espèces, c'est-à-dire l'adaptation de leurs fonctions vitales aux contraintes de l'environnement, *Tomocerus problematicus* dépense ses réserves hydriques corporelles plus rapidement que *Tomocerus minor* dans les mêmes conditions d'évaporation ; le taux moyen de transpiration à 21° C et 0 % H. R. est de $17,52.10^{-4}$ mg/mm²/mn pour la première et de $12,94.10^{-4}$ mg/mm²/mn pour la seconde (VANNIER, 1977).

Alors que de nombreuses espèces de Tomoceridae cavernicoles comme *Tomocerus catalanus*, *Tritomurus falcifer*, *Tritomurus scutellatus*, *Plutomurus* sp. ont perdu leur capacité de régulation hydrique et sont marquées par la permanence des conditions hygrométriques de la vie souterraine, *Tomocerus problematicus* reste encore capable de réguler son flux d'évaporation corporelle et se comporte comme l'espèce épigée *Tomocerus minor* (VANNIER et THIBAUD, 1978).

L'ensemble de ces premières données comparatives nous ont suggéré que l'accession de *Tomocerus problematicus* au domaine souterrain est un événement récent, peut-être réversible, car l'espèce semble avoir conservé toutes les aptitudes écophysiologiques à vivre en surface aux côtés de *Tomocerus minor*. Cependant nous continuerons à considérer l'espèce *Tomocerus problematicus* comme troglobie tant qu'on ne l'aura pas trouvée en dehors du réseau souterrain, nous ralliant aussi à l'opinion de THIBAUD et MASSOUD (1973), dans leur essai de classification des insectes Collemboles « cavernicoles ».

Notre propos aujourd'hui est d'une part de montrer qu'il est possible de séparer plus nettement encore ces deux espèces de Tomoceridae en les soumettant à un test écophysiologique de transpiration au-delà des limites de températures compatibles avec la vie des animaux, et d'autre part, d'ouvrir le dernier volet de notre étude comparative en mesurant le métabolisme respiratoire des individus cavernicoles et épigés.

I. — ÉTUDE DE LA TRANSPIRATION EN FONCTION DE LA TEMPÉRATURE

A) Matériel et méthodes.

Les mesures de transpiration ont été effectuées à l'aide d'une installation microgravimétrique qui comprend trois parties principales (Fig. 2) :

- l'électrobalance CAHN RG avec son corps de pesée enfermé dans un caisson en verre et son unité de mesure avec les commutateurs de gammes de masses ;
- l'enregistreur linéaire potentiométrique, 1 millivolt pleine échelle ;
- l'étuve à circulation de liquide reliée à un cryostat (— 5° C + 100° C) lequel est asservi par un programmateur électronique de température.

Un puits de 8 cm de profondeur et 3 cm de diamètre est aménagé au centre de l'étuve thermostatée et sert de chambre de mesure. Accrochée à une extrémité du fléau de l'électrobalance par un filin en acier, la nacelle plonge verticalement dans le puits dont le fond est rempli de silicagel pour entretenir une atmosphère totalement desséchée, évitant ainsi des reprises d'eau hygroscopique par adsorption. La nacelle (diamètre 1 cm, hauteur 1 cm), dont les parois en aluminium sont ajourées, est recouverte d'une grille métallique à mailles fines qui maintient l'animal pendant toute la durée de l'expérience.

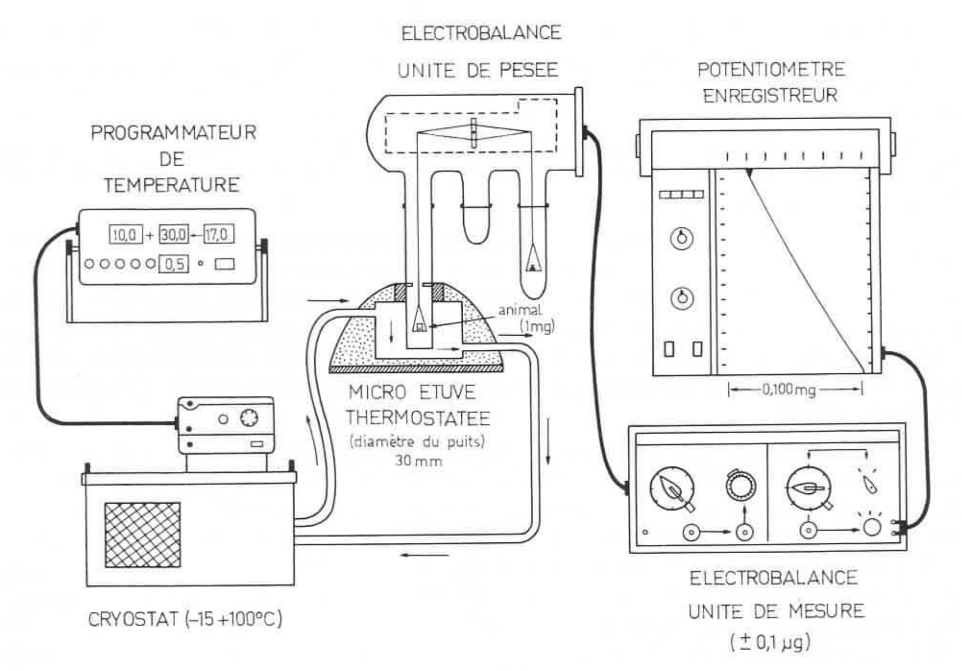


FIG. 2. — Installation microgravimétrique utilisée pour les mesures de flux d'évaporation corporelle et de perméabilité cuticulaire chez les microarthropodes terrestres soumis à une élévation progressive de la température de l'air ambiant.

L'électrobalance permet d'atteindre des sensibilités maximales de 0,1 microgramme dans une gamme de masses de 0 à 10 mg. Les pertes de poids sont enregistrées sur un papier de 25 cm de largeur offrant la possibilité d'apprécier le microgramme sur une échelle de 0,100 mg avec une vitesse de déroulement du papier de 0,5 inch par minute,

Les tests écophysiologiques consistent à élever progressivement la température de l'air jusqu'à épuisement des réserves hydriques corporelles d'un animal tout en surveillant l'évolution de son flux d'évaporation corporelle et de sa perméabilité cuticulaire. Au départ de chaque expérience la température de l'air autour de l'animal est fixée pendant quelques minutes au même niveau que la température moyenne (10° C) qui règne habituellement dans la grotte de Sainte-Catherine et dans les cellules d'élevage au laboratoire. Puis, sous l'impulsion du programmateur électronique la température de l'air dans le puits augmente à vitesse constante (0,5° C par minute) jusqu'à atteindre la température limite supérieure de consigne (40° C). Ainsi donc, il faudra une heure pour élever la température de 10 à 40° C dans la chambre de mesure ; ce laps de temps est suffisant pour extraire toute l'eau du corps des Collemboles que nous étudions.

La courbe de perte en eau d'un individu est ensuite analysée pour en exprimer l'évolution des vitesses d'évaporation corporelle en milligrammes par minute (v = mg/mn), des flux d'évaporation corporelle en milligramme par unité de surface cuticulaire et par minute ($g = mg/mm^2/mn$) et enfin des perméabilités cuticulaires[1] en milligrammes par

(1) La perméabilité cuticulaire $\frac{1}{R}$ exprime en réalité l'inverse d'une résistance à la diffusion de vapeur d'eau à travers la cuticule de l'insecte. Le calcul de la résistance cuticulaire est analogue à celui d'une résistance en électricité selon la loi d'Ohm (cf. VANNIER, 1974 a et b).

unité de surface cuticulaire, par minute et par unité de déficit de saturation ($\frac{1}{R}$ = mg/mm²/mn/mmHg). La connaissance du poids sec de l'individu permet de suivre également l'évolution de sa teneur en eau corporelle (W = % par rapport au poids sec).

Après avoir mesuré la surface corporelle d'un individu par projection à travers un banc optique, on procède ensuite à l'exploitation mathématique de la courbe de perte en eau. Ainsi pour suivre l'évolution des quatre paramètres écophysiologiques (v, g, $\frac{1}{R}$, W) au cours de l'heure d'expérience, il est nécessaire d'effectuer 4 × 60 opérations.

7 individus adultes de *Tomocerus minor* et 5 individus adultes de *Tomocerus problematicus*, couvrant le même éventail de biomasses (0,600 mg à 1,600 mg) ont été étudiés à l'aide du procédé décrit ci-dessus. Pour caractériser chaque espèce, nous avons construit deux diagrammes, l'un montrant l'évolution du flux d'évaporation corporelle, l'autre l'évolution de la perméabilité cuticulaire en fonction de la température. Pour une température donnée, un point sur chaque courbe représente la moyenne des valeurs de flux ou de perméabilité calculées pour les n individus de la même espèce.

B) Évolution des flux d'évaporation corporelle.

En accroissement thermique continu (0,5° C par minute) toutes les courbes de transpiration ont le même profil général entre + 10 et + 40° C. Le flux d'évaporation corporelle augmente constamment jusqu'à un maximum, puis décroît rapidement avant de s'annuler vers la limite thermique supérieure de l'expérience (Fig. 3). L'intérêt d'étudier le comportement des individus de deux espèces au-delà des températures normalement rencontrées dans le biotope réside dans la comparaison des deux courbes moyennes de transpiration. En effet, de 10 à 16° C il n'est pas possible de séparer les deux

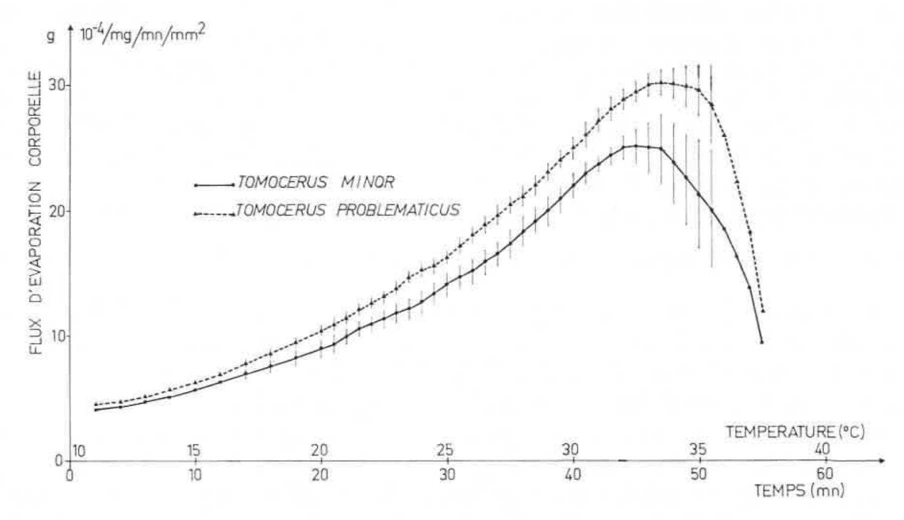


FIG. 3. — Évolution du flux d'évaporation corporelle chez les deux espèces de Collemboles Tomoceridae en fonction d'un accroissement thermique constant (0,5° C par minute) dans l'intervalle de températures 10° C — 40° C en atmosphère desséchée. Les barres verticales représentent les valeurs de l'écart-type centrées sur les moyennes du flux d'évaporation corporelle calculées pour 7 individus.

espèces car les valeurs moyennes du flux avec leur écart-type se chevauchent. En revanche, à partir de 17° C les flux d'évaporation successifs de chaque espèce se séparent nettement, l'espèce cavernicole *Tomocerus problematicus* présentant continuellement des valeurs supérieures à celles de l'espèce de surface *Tomocerus minor.* D'après nos calculs, on peut avancer que l'évolution du flux d'évaporation en fonction de la température jusqu'au point maximum s'ajuste plutôt à une fonction puissance qu'à une équation linéaire chez les deux espèces :

— Chez *Tomocerus minor,* le flux d'évaporation corporelle à 10° C - 0 % H. R. est de $4{,}148.10^{-4}$ mg/mm²/mn (écart-type = 0,550), à 20° C - 0 % H. R. le flux est de $9{,}028.10^{-4}$ mg/mm²/mn (écart-type = 1,395) et atteint un maximum de $25{,}141.10^{-4}$ mg/mm²/mn (écart-type = 2,754) vers 32,5° C - 0 % H. R. Jusqu'à ce point critique l'équation du flux d'évaporation corporelle en fonction de la température (θ) s'écrit :

$$g_1 = 0{,}039 \ \theta^{1{,}839}, \text{ avec } r = 0{,}9923 \text{ pour } n = 32$$

— Chez *Tomocerus problematicus,* le flux d'évaporation corporelle à 10° C - 0 % H. R. est de $4{,}429.10^{-4}$ mg/mm²/mn (écart-type = 0,361), à 20° C - 0 % H. R. le flux est de $10{,}443.10^{-4}$ mg/mm²/mn (écart-type = 0,798) et atteint un maximum de $30{,}188.10^{-4}$ mg/mm²/mn (écart-type = 2,002) vers 33,5° C - 0 % H. R. De la valeur minimale à la valeur maximale du flux d'évaporation corporelle, c'est-à-dire de 10° C à 33,5° C, l'équation s'écrit :

$$g_2 = 0{,}034 \ \theta^{1{,}929}, \text{ avec } r = 0{,}9962 \text{ pour } n = 36$$

C) **Évolution des perméabilités cuticulaires.**

Les courbes d'évolution des perméabilités cuticulaires se déduisent des précédentes en divisant chaque valeur du flux d'évaporation corporelle par le déficit de saturation de l'air correspondant à la température régnant dans la chambre de mesure à un instant donné (Fig. 4). Les nouvelles courbes ont toutes la même allure ; la perméabilité cuticulaire augmente régulièrement en fonction de la température (θ) jusqu'à une valeur maximale puis décroît rapidement jusqu'à 40° C. A la différence des flux d'évaporation corporelle, les perméabilités cuticulaires évoluent selon une progression linéaire depuis les valeurs les plus faibles jusqu'aux valeurs les plus élevées : $\frac{1}{R} = a\ \theta + Cte.$

Pour distinguer les deux lots d'individus nous avons calculé l'intervalle de confiance du coefficient de pente (a) au seuil de t = 0,001 et tracé le faisceau des deux droites de régression à l'intérieur duquel s'inscrivent les valeurs moyennes de la perméabilité cuticulaire de chaque espèce.

Chez *Tomocerus minor,* la perméabilité cuticulaire à 10° C - 0 % H. R. est de $0{,}424.10^{-4}$ mg/mn/mm²/mmHg, à 20° C - 0 % H. R. de $0{,}550.10^{-4}$ mg/mn/mm⁴/mmHg, et atteint un maximum de $0{,}704.10^{-4}$ mg/mn/mm²/mmHg vers 31,5° C - % H. R. La droite de régression linéaire entre la perméabilité cuticulaire et la température s'écrit :

$$\frac{1}{R_1} = 0{,}015 \pm 0{,}001 \ \theta + 0{,}219 \text{ avec } r = 0{,}9942 \text{ pour } n = 32$$

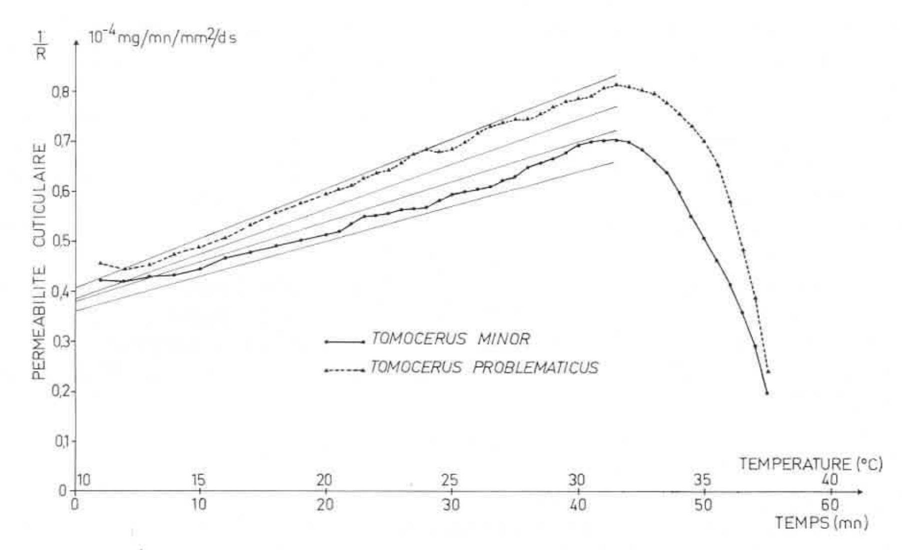


FIG. 4. — Évolution de la perméabilité cuticulaire chez les deux espèces de Collemboles Tomoceridae en fonction d'un accroissement thermique constant (0,5° C par minute) dans l'intervalle de température 10° C — 40° C en atmosphère desséchée. Les faisceaux de droites représentent l'intervalle de confiance des moyennes de perméabilité cuticulaire calculées pour 7 individus.

Chez *Tomocerus problematicus*, la perméabilité cuticulaire à 10° C - 0 % H. R. est de $0{,}455.10^{-4}$ mg/mn/mm²/mmHg, à 20° C - 0 % H. R. de $0{,}596.10^{-4}$ mg/mn/mm²/mmHg et passe par un maximum de $0{,}812.10^{-4}$ mg/mn/mm²/mmHg vers 31,5° C - 0 % H. R. De la valeur minimale à la valeur maximale de la perméabilité cuticulaire, l'équation linéaire en fonction de la température s'écrit :

$$\frac{1}{R_2} = 0{,}019 \pm 0{,}001\ \theta + 0{,}206 \text{ avec } r = 0{,}9987 \text{ pour } n = 32$$

D) **Remarques sur le comportement des deux espèces au cours des tests.**

La grande sensibilité de l'électrobalance (0,1 microgramme de résolution) permet d'enregistrer les moindres mouvements d'un individu au cours du déroulement de l'expérience. A cet égard l'installation gravimétrique joue aussi le rôle d'un actographe.

Dès le début du test l'animal se déplace continuellement à l'intérieur de la nacelle et chacun de ses déplacements se traduit par une irrégularité sur le tracé de la courbe de perte de poids. Puis intervient une phase d'inactivité sans que l'on puisse l'attribuer avec certitude à la mort réelle de l'individu. Ce moment précis où l'animal devient immobile est très caractéristique de son degré de résistance aux conditions stressantes de l'expérience. D'après notre expérience qui repose sur de nombreux insectes autres que les Collemboles, nous pouvons avancer que la température critique correspondant à

l'arrêt de l'activité motrice des individus pourrait caractériser davantage un ensemble d'espèces ayant des exigences écologiques communes : groupes hygrophiles, groupes mésophiles, groupes xérophiles. Chez les Collemboles Tomoceridae, groupe mésophile, il est intéressant de noter que l'arrêt de toute activité motrice intervient dans la même fourchette de températures pour les trois espèces que nous avons testées ; *Tomocerus minor* : 24° C (écart-type = 2,48), *Tomocerus minor* à jeûn depuis 1 mois : 23,2° C (écart-type = 2,80), *Tomocerus problematicus* : 22,6° C (écart-type = 3,85) et *Tomocerus catalanus* (grotte de Pouade, Pyrénées Orientales) : 24,1° C (écart-type = 1,80). Chez des espèces de Collemboles plus résistantes à la sécheresse, par exemple *Orchesella villosa* et *Orchesella cincta*, le point critique de fin d'agitation se situe vers 30° C. Chez des insectes réputés xérophiles comme la mouche *Musca domestica* l'activité motrice est inhibée à 44° C (écart-type = 1,39).

Il est utile de noter que l'arrêt brusque des mouvements de déplacement n'est pas lié à l'état hydrique des organismes. Ainsi, la teneur en eau corporelle peut atteindre n'importe quelle valeur au moment précis où les animaux deviennent subitement immobiles : 203,6 % (écart-type = 63,8) chez *Tomocerus minor* ; 408,9 % (écart-type = 62,5) chez *Tomocerus minor* à jeûn depuis 1 mois ; 368,7 % (écart-type = 71,7) chez *Tomocerus problematicus* ; 267,1 % (écart-type = 34,9) chez *Tomocerus catalanus*.

Il est également intéressant de se pencher sur un point critique qui apparaît sur les courbes transformées et qui correspond à la valeur maximale du flux d'évaporation. Le flux maximal d'évaporation corporelle dépend étroitement de la situation hydrique des organismes. En effet, plus les individus de *Tomocerus minor* seront riches en eau au départ de leur expérience, plus leur flux maximal sera important ($r = 0,695$ pour $n = 24$). Cette constatation est particulièrement nette chez les individus de cette espèce qui ont subi un jeûne de 1 mois, et par conséquent ont augmenté leurs réserves hydriques corporelles (VANNIER, 1981).

Moyennes (n = 7)	*Individus témoins*	*Individus à jeûn*
Teneur en eau initiale	285,8 %	554,6 %
Flux maximal d'évaporation.	$28,18.10^{-4}$ mg/mm²/mn	$32,92.10^{-4}$ mg/mm²/mn

Chez les Collemboles, l'apparition du flux maximal correspond à une plage thermique en rapport avec le degré de résistance à la sécheresse des espèces considérées. Ainsi, le flux maximal d'évaporation corporelle d'une espèce hygrophile comme *Folsomia candida* se situe vers 24-25° C, celui d'une espèce mésophile comme *Tomocerus minor* ou *Tomocerus problematicus* vers 32-34° C, celui d'une espèce xérophile comme *Willowsia buski* vers 52-53° C.

II. — ÉTUDE DE LA RESPIRATION A 10° C ET 20° C

A) Matériel et méthodes.

Les mesures de l'activité respiratoire ont été réalisées selon le principe respirométrique à pression constante en nous inspirant de la technique développée par ENGELMANN

(1963) : la consommation d'oxygène et la fixation simultanée du gaz carbonique produit par la potasse créent dans la chambre d'incubation une dépression entraînant le déplacement d'un index manométrique, de telle sorte que la pression interne reste constante. Le volume ainsi déplacé et mesuré par le déplacement de cet index est égal au volume d'oxygène consommé. Ce principe offre l'avantage d'éviter la calibration des chambres d'incubation et permet une traduction immédiate de la lecture expérimentale en volume de gaz consommé.

L'étude respirométrique que nous avons envisagé pour comparer un Collembole de surface à un Collembole cavernicole, vise à caractériser le comportement d'une espèce plutôt que celui d'un individu en recherchant l'équation allométrique reliant la consommation horaire d'oxygène ($\dot{O}_2$) à une mesure pondérale comme le poids sec (X) :

$$\dot{O}_2 = a\ X^b$$

le coefficient (a) est souvent appelé niveau de métabolisme et il est affecté par des facteurs intrinsèques au premier chef desquels vient l'activité et par des facteurs extrinsèques qui sont essentiellement d'ordre climatiques ou chimiques ; l'exposant (b) est connu sous le nom d'exposant pondéral, c'est un nombre sans dimension qui correspond en théorie au rapport des surfaces d'échange au volume corporel ; lorsqu'il approche 2/3 c'est la loi des surfaces signifiant que les échanges sont proportionnels aux surfaces cuticulaires développées par l'animal.

Le matériel respirométrique mis au point pour cette étude est représenté par le schéma éclaté de la figure 5. Il a été conçu pour répondre aux exigences suivantes :

— possibilité d'étudier simultanément une série d'individus représentatifs d'une population de Collemboles ; soit 24 animaux prélevés dans une gamme de masses allant de 0,2 mg à 2 mg ;
— obtention d'une sensibilité adaptée aux biomasses, de l'ordre de 10^{-2} µl/mm de déplacement de l'index manométrique ;
— obligation de pouvoir récupérer les animaux vivants pour contrôler leur poids frais après le temps d'incubation ou pour les réutiliser après être remis en élevage.

1. *Le caisson respirométrique isotherme et isobare.*

La figure 5 montre les différents éléments constitutifs du caisson : le caisson proprement dit en verre avec son couvercle thermostaté ; l'échangeur thermique sous la forme d'un serpentin et les structures internes manométriques (chambre barométrique de contrôle, portoir avec les unités respirométriques), le coffre en bois servant d'armature au caisson sur lequel s'appuient les pièces de serrage du couvercle rendant l'ensemble étanche.

Les 28 unités respirométriques (24 unités expérimentales et 4 témoins) sont plongées dans le caisson rempli d'eau aux 4/5 de sa hauteur. La température de l'eau et de l'air au-dessus du bain est maintenue constante par les deux échangeurs thermiques montés en série (serpentin en cuivre et couvercle en aluminium). La régulation thermique est assurée par un cryostat à circulation de liquide (± 0,02° C). La pression à l'intérieur du caisson est contrôlée par référence à une chambre barométrique plongée dans le bain. Les écarts de pression sont corrigés par addition ou retrait d'un volume gazeux à l'aide d'une seringue (± 0,2 mm d'eau). L'agitation du bain est assurée extérieurement par un moteur qui fait tourner une hélice par un entraînement magnétique ; cette disposition évite tout apport thermique à l'intérieur du caisson.

2. *L'unité respirométrique.*

Toutes les unités de mesure respirométrique sont constituées par les mêmes matériaux. Un tube capillaire en verre calibré de 0,2 mm de diamètre intérieur et de 300 mm de longueur est fixé par un système à vis à l'extrémité d'une seringue dont le corps contient la chambre d'incubation. Cette dernière est délimitée par une série de joints annulaires

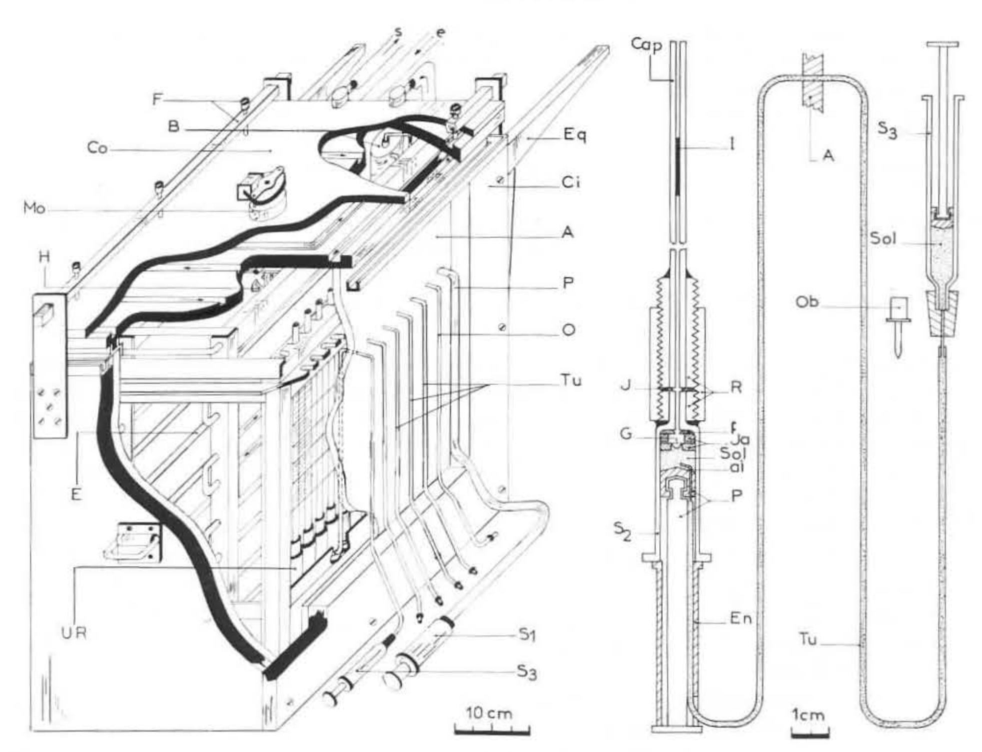


Fig. 5. — Schéma du microrespiromètre manométrique comprenant 28 unités de mesure. *A gauche* vue éclatée de l'ensemble, *à droite* coupe au niveau d'une unité de mesure respirométrique.
A, caisson thermoisobare en verre. — ai, aiguille. — B, chambre barométrique. — Cap, tube capillaire calibré. — Ci, coffre isolant en bois. — Co, couvercle thermostaté en aluminium. — E, échangeur thermique. — e, entrée du liquide thermostaté dans l'échangeur thermique. — En, entretoise. — Eq, équerres de repos pour le couvercle. F, fermeture étanche par pression. — f, filtre en fibre de verre. — G, grille en inox. — H, hélice d'agitation. — I, index manométrique. — J, joint d'étanchéité en caoutchouc. — Ja, joint annulaire en polycristal. — Mo, moteur de l'agitateur magnétique. — O et P, tuyaux souples pour le contrôle de la pression interne. — Ob, obturateur. — Pi, piston. — s, sortie du liquide thermostaté vers le cryostat. — S_1, seringue pour le contrôle de la pression interne du caisson. — S_2, seringue de l'unité respirométrique. — S_3, seringue à solution de potasse, extérieure au caisson. — Sol, solution potassique absorbante de gaz carbonique. — Tu, tuyaux souples en polyéthylène pour l'admission de la solution de potasse et le contrôle de l'index. — UR, unité de mesure respirométrique.

en polycristal et une grille en inox à maille fine sur laquelle repose l'animal. Les Collemboles étant souvent sensibles au pouvoir évaporant de l'air, on place une couronne en fibre de verre imbibée d'eau distillée à l'intérieur de la chambre de mesure, entretenant ainsi une atmosphère saturée (Fig. 5).

Un piston en caoutchouc assure une étanchéité parfaite au corps de la seringue. Une aiguille hypodermique reliée par un cathéter à une seringue extérieure au caisson traverse le piston et permet d'introduire une solution de potasse à 10 % pour l'absorption du gaz carbonique.

Lorsque la charge en solution de potasse est assurée dans les chambres d'incubation, on procède à la mise en place de l'index de pétrole dans chaque capillaire. Une longueur minimale de 70 mm a été recherchée pour cet index de matière à minimiser sa résistance

au déplacement tout en assurant une sensibilité optimale. Le niveau de l'index dans chaque capillaire peut être à tout moment contrôlé à l'aide de la seringue extérieure.

Les déplacements (d) des index sont mesurés le long d'une échelle millimétrée. Le volume horaire d'oxygène consommé est alors donné par la relation :

$$\dot{O}_2\ (\mu l.h^{-1}) = \underbrace{d\ (mm) \times s\ (mm^2)}_{\text{volume déplacé par l'index}} \times \frac{60}{\Delta t\ (mn)}$$

3. *Méthode.*

Nous avons recherché à exploiter les animaux le plus rapidement possible en réduisant le temps qui sépare la récolte proprement dite à l'intérieur de la grotte des manipulations au laboratoire. Les individus de chaque espèce sont pesés un à un sur une microbalance CAHN 4700 (sensibilité 0,001 mg), puis sont mis en place sur le support humide de l'unité respirométrique. Celle-ci est aussitôt assemblée, puis plongée dans le bain du caisson. Entre la fin de la récolte et le début des mesures il ne s'est pas écoulé plus de 3 heures.

Les expériences à 10° C et 20° C ont porté sur quatre lots de 24 individus, soit au total 96 qui ont été pesés, puis placés en incubation. A la fin de chaque série de mesures d'une durée d'environ 6 heures, les animaux sont récupérés vivants, puis pesés à nouveau afin de contrôler leur comportement hydriques. Ils sont ensuite desséchés sur silicagel pendant 72 heures à 20° C pour obtenir leur poids sec qui est notre référence pondérale.

Les couples de données ainsi obtenues (consommations horaires d'oxygène ($\dot{O}_2$) et poids secs (X) sont ajustés à une fonction puissance. Rappelons que les mesures respirométriques à 10° C correspondent aux conditions thermiques moyennes de la grotte et de la litière de forêt au cours d'un cycle annuel.

B) **Résultats.**

Les courbes des figures 6 et 7 traduisent le comportement respiratoire des deux populations de *Tomocerus minor*, espèce de surface et de *Tomocerus problematicus*, espèce cavernicole, respectivement à 10° C et 20° C. Dans les deux cas de figure nous avons trouvé que l'activité respiratoire de l'espèce du milieu souterrain est inférieure à celle de l'espèce épigée sans pour autant obtenir des différences statistiquement significatives. Cependant, ce premier résultat est à rapprocher des conclusions d'une étude conduite par PETERSEN (1980) sur la caractérisation métabolique de plusieurs espèces de Collemboles dans une hêtraie danoise. En effet, cet auteur a observé une réduction de la consommation d'oxygène des espèces vivant à 15 cm de profondeur par rapport aux espèces peuplant la litière.

Si on transforme les couples de données $\dot{O}_2$ — X en logarithmes décimaux, il est possible de comparer la dispersion des consommations d'oxygène autour de la droite de régression :

$$\text{Log } \dot{O}_2 = \text{Log } a + b \text{ Log } X$$

On utilise alors le calcul de la variance non-expliquée (s^2_{ne}) comme élément de comparaison. Ainsi, à 10° C, la dispersion est sensiblement moins grande chez *Tomocerus problematicus* ($s^2_{ne} = 0,007$) que chez *Tomocerus*

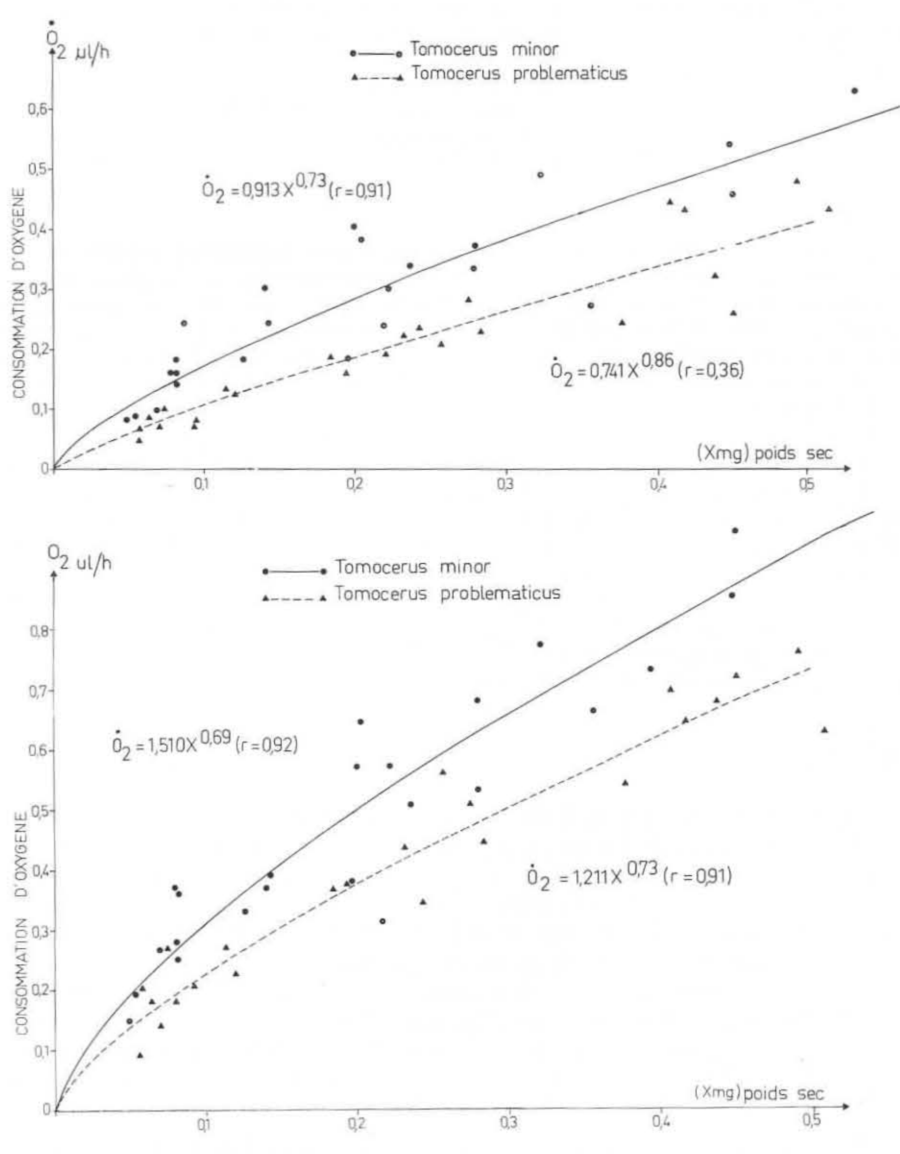


FIG. 6 (en haut). — Courbes allométriques de respiration obtenues chez les deux espèces de Collemboles Tomoceridae à 10° C (Pour *T. problematicus* lire r = 0,96).

FIG. 7. — Courbes allométriques de respiration obtenues chez les deux espèces de Collemboles Tomoceridae à 20° C.

minor (s^2_{ne} = 0,011). A 20° C, la dispersion est du même ordre pour les deux espèces, soit 0,007 chez *Tomocerus problematicus* et 0,008 pour *Tomocerus minor*. On observe donc un resserrement des valeurs chez les individus de l'espèce de surface lorsque la température d'incubation est plus élevée.

Si on compare les équations allométriques à 10° C et 20° C, on remarque que l'exposant est à peu près semblable chez *Tomocerus minor* (respectivement 0,73 et 0,69) dans les deux situations thermiques, alors qu'elle évolue sensiblement chez *Tomocerus problematicus* (respectivement 0,86 et 0,73).

Le Q_{10}, c'est-à-dire le rapport de la consommation horaire d'oxygène à la température t + 10° C sur la consommation horaire d'oxygène à t° C, se trouve affecté par cette variation de l'exposant. En effet pour chaque espèce, on obtient une nouvelle relation :

$$Q_{10} = c\ x^{d}$$

intégrant la capacité de réponse de l'espèce à un choc thermique.

Ainsi pour *Tomocerus minor* :

$$\left[Q_{10} \right]^{20^\circ C}_{10^\circ C} = 1{,}65\ x^{-0{,}04}$$

pour *Tomocerus problematicus* :

$$\left[Q_{10} \right]^{20^\circ C}_{10^\circ C} = 1{,}63\ x^{-0{,}13}$$

Il n'est donc pas possible de comparer les deux espèces en se référant à la valeur moyenne de leur Q_{10}, puisque celui-ci varie en fonction de la masse des individus. Le tableau I qui suit exprime l'évolution du Q_{10} en fonction du poids sec individuel chez les deux espèces (Tab. I).

TAB. I

Évolution du Q_{10} en fonction du poids sec individuel

	Q_{10} IMMATURES		Q_{10} ADULTES	
Poids sec (mg)	0.025	0.050	0,100	0,500
Tomocerus minor	1,90	1,85	1,80	1,69
Tomocerus problematicus	2,65	2,42	2,21	1,79

C'est donc chez les individus les plus jeunes que l'on trouve les écarts les plus importants entre les deux espèces. Malgré leur niveau métabolique différent, les adultes répondent avec une amplitude comparable à l'élévation de température. Les jeunes de l'espèce cavernicole répondent plus intensément que ceux de l'espèce de surface. En considérant la population toute entière nous pouvons indiquer que l'espèce cavernicole supporte moins bien les variations de température que l'espèce de surface. A la suite d'un choc

thermique, l'espèce du milieu souterrain élève plus rapidement son niveau métabolique, alors que l'espèce de surface mieux adaptée aux fluctuations thermiques du milieu extérieur montre plus d'indépendance. Il serait intéressant d'effectuer ces mêmes tests sur d'autres espèces plus inféodées au milieu souterrain que *Tomocerus problematicus* et vérifier ainsi leur degré d'adaptation à la vie cavernicole.

C) Remarques sur la signification des mesures respirométriques.

Les tendances manifestées par l'approche respirométrique permettant de séparer l'espèce cavernicole de l'espèce de surface expriment-elles des caractéristiques intrinsèques ou sont-elles le reflet des conditions écologiques particulières qui règnent dans leur biotope respectif : température, humidité stables et nourriture peu variée dans la grotte, température, humidité fluctuantes et nourriture diversifiée dans la litière de forêt ?

Pour répondre à cette question, il est intéressant de prendre en considération quelques résultats complémentaires concernant les individus des deux espèces qui cohabitent sur le même site trophique à l'intérieur de la grotte : il s'agit de l'escalier en bois qui mène de la salle 1 près de l'ouverture à la salle 2 (KILBERTUS et VANNIER, 1981). Ainsi à 10° C et pour des populations récoltées en octobre 1979, l'équation allométrique en fonction du poids frais (Y) s'écrit :

pour *Tomocerus minor* .... $\dot{O}_2 = 0{,}220\ Y^{0{,}41}$
pour *Tomocerus problematicus* ...... $\dot{O}_2 = 0{,}184\ Y^{1{,}10}$

En comparant les niveaux métaboliques, on constate que l'activité respiratoire de l'espèce de surface est encore supérieure à celle de l'espèce cavernicole lorsque les individus partagent le même biotope. Des mesures effectuées sur des populations de printemps (mai 1979) indiquaient déjà la même tendance :

pour *Tomocerus minor* .... $\dot{O}_2 = 0{,}270\ Y^{1{,}07}$
pour *Tomocerus problematicus* ...... $\dot{O}_2 = 0{,}190\ Y^{0{,}87}$

Dans la littérature, l'activité respirométrique moyenne est quelquefois exprimée en microlitre d'oxygène par unité de poids frais et par heure. En mesurant leur consommation d'oxygène TESTERINK (1981) différencie l'activité métabolique des mâles et des femelles de *Tomocerus minor* élevés à 15° C, respectivement 345,6 µl/g/h et 356,4 µl/g/h. Nos propres mesures effectuées à 10° C puis extrapolées à 15° C donnent un taux métabolique légèrement supérieur : 0,406 µl/mg/h (mâles et femelles réunis). Cette différence pose le problème du conditionnement des individus avant leur mise en incubation. En effet, nous avons obtenu des valeurs différentes à 15° C selon que les animaux de *Tomocerus minor* ont été élevés à 10° C ou à 20° C :

— 4 jours à 10° C : O_2 (15° C) = 0,445 µl/mg/h
— 11 jours à 10° C : O_2 (15° C) = 0,412 µl/mg/h
— 7 jours à 20° C : O_2 (15° C) = 0,353 µl/mg/h
— 15 jours à 20° C : O_2 (15° C) = 0,357 µl/mg/h

(Ces valeurs du taux métabolique à 15° C ont été extrapolées à partir de la connaissance du Q_{10} et concernent 12 individus d'un poids frais moyen d'1 mg).

Il semble donc que la température de conditionnement (Acclimation Temperature, A. T., des auteurs anglo-saxons) marque à terme les animaux et peut biaiser la réponse d'une espèce à une température expérimentale donnée (Experimental Temperature, E. T.). Ainsi, les mesures respiratoires à une température donnée (E. T.) n'ont de véritable sens que si la température de conditionnement (A. T.) est précisée. Les problèmes soulevés par l'étude des réactions biologiques aux effets de la température ont été posés avec une grande rigueur par PRECHT *et al.* (1973).

Le calcul du Q_{10} au sein d'une même population a révélé des différences de comportement entre les immatures et les adultes. BLOCK et TILBROOK (1975) ont montré une évolution analogue du Q_{10} au sein d'une population de *Cryptopygus antarcticus* (Collembole de l'Antarctique, Signy Island) pour l'intervalle thermique 0-5° C. Cependant leur étude fait apparaître l'importance de l'écart thermique choisi pour calculer un Q_{10}. En effet, dans la gamme 5-10° C, la tendance observée précédemment s'inverse de sorte que le Q_{10} va en augmentant des petits individus au plus gros. Cette tendance bien qu'atténuée se maintient pour un écart thermique maximal de 0-10° C. Ainsi l'étude du Q_{10} par tranche thermique a mis en évidence deux évolutions opposées au sein de la même population qui auraient été masquées si les expérimentateurs avaient choisi de travailler d'emblée sur un écart thermique plus grand. L'ensemble de ces résultats nous autorise à dire que le Q_{10} est une caractéristique spécifique dépendante de la classe d'âge des individus, de l'écart thermique choisi et de la position de cet écart thermique par rapport à la température de conditionnement (A. T.). Dans leur ouvrage « Temperature and Life » PRECHT *et al.* (1973) s'accordent à dire que les cas de figures les plus variés peuvent se présenter pour une même espèce si on ne tient pas compte de la structure de la population. Pour les deux espèces de notre étude on peut cependant affirmer que le Q_{10} diminue lorsque la taille des individus augmente et tend vers une valeur basale qui peut être spécifique.

III. — CONCLUSION

Au terme de ces deux années d'étude, notre ambition a été de réunir les principales données morphologiques, biologiques, écophysiologiques qui contribuent à séparer ces deux espèces de Collemboles, l'une *Tomocerus minor*, litiéricole et humicole, l'autre *Tomocerus problematicus*, cavernicole stricte.

Du point de vue écologique, *Tomocerus problematicus* est incontestablement une espèce troglobie en raison du fait qu'elle se trouve strictement inféodée au milieu souterrain. Sur le plan morphologique et sur le plan sensoriel aucun spécialiste n'a encore trouvé de signes distinctifs qui permettent d'aboutir à la même affirmation (on note toutefois une légère modification des structures pigmentaires).

Nous disposons aujourd'hui d'un faisceau de données d'un autre ordre qui démontrent que *Tomocerus problematicus* possède un comportement et

TAB. II

Données complémentaires sur les deux espèces de Collemboles Tomoceridae

	Tomocerus minor espèce de surface	*Tomocerus problematicus* espèce cavernicole
1. *Données morphologiques* : (VANNIER, 1977 ; THIBAUD et VANNIER, 1978) :		
Taille des adultes	2 à 4,2 mm	2,5 à 4,6 mm
Couleur du corps	noir brunâtre	gris clair
Plages oculaires	6+6 cornéules	6+6 cornéules
Griffes	4-6 dents internes	3 dents internes
Mucron	plusieurs dents intermédiaires	une seule dent intermédiaire
Relation poids frais (mg)-tailles (mm)	$Y = 0,024\ L^{3,168}$	$Y = 0,056\ L^{2,435}$
Relation surfaces (mm²)-poids frais (mg)	$S = 8,983\ Y^{0,637}$	$S = 9,115\ Y^{0,620}$
2. *Données biologiques* : (THIBAUD, 1977 ; KILBERTUS et VANNIER, 1981) :		
Cycles d'intermue adulte	17,5 jours à 10 °C	24 jours à 10 °C
Optimum thermique	8-14 °C	6-12 °C
Température léthale supérieure	27 °C	25 °C
Régime alimentaire	fongivore et organophage	fongivore et géophage
Teneur en graisses témoins	16,8 %	22,7 %
Teneur en graisses 3 j à jeûn	12,5 %	22,7 %
Teneur en graisses 8 j à jeûn	10,1 %	19,4 %
Résistance au jeûne	40 jours	70 jours
3. *Données écophysiologiques* : (moyennes et écart-types).		
Taux respiratoire, 10 °C-100 % H.R.	0,032 (0,009) $\mu l O_2/mm^2/mn$	0,024 (0,006) $\mu l O_2/mm^2/mn$
Taux respiratoire, 20 °C-100 % H.R.	0,057 (0,014) $\mu l O_2/mm^2/mn$	0,048 (0,007) $\mu l O_2/mm^2/mn$
Taux transpiratoire, 10 °C-0 % H.R.	4,14 (0,55).10^{-4} mg/mm²/mn	4,43 (0,36).10^{-4} mg/mm²/mn
Taux transpiratoire, 20 °C-0 % H.R.	12,94 (2,46).10^{-4} mg/mm²/mn	17,52 (3,31).10^{-4} mg/mm²/mn
Arrêt de l'activité motrice	24 °C (2,4) à 0 % H.R.	22,6 °C (3,8) à 0 % H.R.
Flux d'évaporation maximal	28,18 (4,48).10^{-4} mg/mm²/mn à 32 °C (2,5) - 0 % H.R.	31,04 (1,08).10^{-4} mg/mm²/mn à 33 °C (2,0) - 0 % H.R.
Perméabilité cuticulaire maximale	0,81 (0,16).10^{-4} mg/mm²/mmHg/mn à 31,3 °C (2,6) - 0 % H.R.	0,86 (0,09).10^{-4} mg/mm²/mmHg/mn à 31,7 °C (1,7) - 0 % H.R.

des exigences qui l'ont orienté vers la vie souterraine. La lecture du tableau II indique que c'est dans la recherche d'une manifestation d'évolution régressive sur le plan physiologique que l'on arrivera à dégager le statut d'une espèce cavernicole. Dans son étude écophysiologique sur les Coléoptères Bathysciinae hypogés, DELAY (1978) concluait dans le même sens : « L'observation systématique de ces phénomènes (processus métaboliques) devrait conduire à une définition physiologique de l'animal troglobie qui compléterait utilement les définitions anatomiques, biologiques et écologiques, en permettant de mieux préciser le degré d'évolution de l'espèce ». Cette attention particulière qu'il faudrait porter aux mécanismes physiologiques qui permettent aux espèces d'accorder leur métabolisme aux conditions du milieu souterrain était déjà soulignée par VANDEL (1964) dans ses réflexions sur l'origine et l'évolution des espèces cavernicoles : « Ce qui caractérise le cavernicole c'est bien plutôt sa physiologie que sa morphologie ».

REMERCIEMENTS

Nous sommes heureux de remercier notre collègue J. M. THIBAUD, Maître de Conférences au Muséum National, pour son aimable participation à la récolte des animaux à l'intérieur de la grotte de Sainte-Catherine. Nos remerciements vont également à MM. DROGUE, Directeur du laboratoire souterrain à Moulis (Ariège), et JUBERTHIE, Directeur de recherche au C.N.R.S. qui ont facilité nos travaux de cherche en mettant un local à notre disposition. Nous remercions très chaleureusement M[me] Françoise ARPIN, I.T.A. au C.N.R.S., qui a participé à l'élaboration de nos données expérimentales, M[me] Catherine MASSON, dessinatrice de l'E.R. 204, qui a mis sur calque nos diagrammes et courbes, M. Roger BOTTALA, électromécanicien de l'E.R. 204, pour son aide dans la réalisation et la mise au point de nos prototypes expérimentaux, et M[lle] Marie-Ange DELAMARE DEBOUTTEVILLE pour avoir dactylographié notre manuscrit.

RÉSUMÉ

Le but de cette recherche est de montrer qu'il est possible de séparer deux espèces d'Insectes Collemboles appartenant à la même lignée en étudiant l'écophysiologie de leur transpiration et de leur respiration. La première espèce, *Tomocerus minor*, vit à la surface du sol dans la litière des forêts tempérés et se trouve parfois à l'intérieur des cavités souterraines près de l'entrée. La seconde espèce, *Tomocerus problematicus* vit exclusivement à l'intérieur du réseau souterrain (grottes ariégeoises, France).

Deux installations expérimentales ont été spécialement mises au point pour cette étude : une unité de mesures microgravimétriques avec enregistrement et climatisation ; un microrespiromètre manométrique à pression constante avec lecture directe en volume de gaz consommé.

Les diagrammes de transpiration (flux d'évaporation corporelle — températures croissantes de 10° C à 40° C) montrent des différences significatives entre les deux espèces, surtout lorsque la température dépasse 17° C. Ces résultats souligne l'intérêt d'utiliser des animaux vivants supportant des conditions climatiques stressantes, même inconnues dans leur biotope naturel. Dans tous les cas, l'espèce cavernicole épuise ses réserves hydriques plus rapidement que l'espèce de surface.

Des mesures d'oxygène, ainsi que le calcul du Q_{10} ont permis de séparer les deux espèces aussi bien à 10° C qu'à 20° C. Dans tous les cas l'espèce cavernicole réduit son taux métabolique par rapport à l'espèce de surface.

L'ensemble de nos résultats suggère que les formes cavernicoles récentes comme *Tomocerus problematicus* sont davantage caractérisées par leur physiologie que par leur morphologie, comme l'a écrit VANDEL (1914) dans son célèbre ouvrage sur les processus d'évolution dans le monde souterrain.

SUMMARY

Ecophysiological criteria (transpiration, respiration) allowing to separate a subterranean species from a surface-dwelling species in Collembolan Insects

Two species of Tomoceridae (Collembola, Insecta) were collected from a cave located in Pyrenees Mountains (France). The first one, *Tomocerus minor,* is a surface-dwelling species which is usually occured within temperate forest litter, but can live inside caves not far the entrance. The second one, *Tomocerus problematicus,* in an obligate cave-dwelling species which is only found into the subterranean medium.

The aim of this study is to find out ecophysiological criteria to distinguish these both species originated from a common phyletic line.

Using a new microgravimetric setup, transpiration plots (flow of bodily evaporation or cuticular permeability against rising temperatures ranging from 10° C to 40° C) show significant differences between both species, mainly when the temperature increases beyond 17° C. These findings emphasize the advantage to use alive animals undergoing severe climatic conditions, even unknown in their natural habitat. In all cases, the cave-dwelling species uses up its water reserves more rapidly than the surface-dwelling species does.

Measurements of oxygen consumption were made upon individuals of both species by means of a new microrespirometrer type. Respiration plots (oxygen consumption per hour against dry body weight) and Q_{10} calculations allow to separate the two species at 10° C and 20° C as well. The cave-dwelling species reduces its metabolic rate and the divergence is compared with the surface-dwelling species which produces a higher metabolic rate.

It may be asserted that a recent caverniculous organism like *Tomocerus problematicus* is characterised more by its physiology than by its morphological structure, as VANDEL (1964) wrote it in his famous work on the processes of subterranean evolution.

BIBLIOGRAPHIE

BLOCK (W.) and TILBROOK (P. J.), 1975. — Respiration studies on the Antarctic Collembolan *Cryptopygus antarcticus. Oikos,* **26**: 15-25.

DELAY (B.), 1978. — Milieu souterrain et écophysiologie de la reproduction et du développement des Coléoptères Bathysciinae hypogés. *Mémoires de biospéologie, n° 5, Éditions laboratoire souterrain C.N.R.S., Saint-Girons,* 349 pages.

KILBERTUS (G.) et VANNIER (G.), 1981. — Relations microflore-microfaune dans la grotte de Sainte-Catherine (Pyrénées ariégeoises). II — Le régime alimentaire de *Tomocerus minor* (Lubbock) et *Tomocerus problematicus* Cassagnau (Insectes Collemboles). *Rev. Écol. Biol. Sol,* **18**: 319-338.

ODUM (E. P.), 1971. — Fundamentals of Ecology, *W. B. Saunders Company Ed., Philadelphia, London, Toronto,* 3ed. Edition, 574 pages.

PETERSEN (H.), 1980. — Population dynamic and metabolic characterization of Collembola species in a beech forest ecosystem. In: Dindal, D. L. (ed.) *Soil Biology as related to land Use Practices.* Proc. VII Int. Soil Zool. Colloq. of the I.S.S.S., Syracuse, N.Y., U.S.A., July 29-Aug 3, 1979, EPA 560/13-80-038, Washington D.C. : 806-833.

PRECHT (H.) CHRISTOPHERSEN (J.), HENSEL (H.) and LARCHER (N.), 1973. — Temperature and Life. *Springer-Verlag,* Berlin, Heidelberg, New York, 779 pages.

TESTERINK (G. J.), 1981. — An ecological study of the nutritional conditions and energy utilisation in soil arthropods (Collembola). *Academisch Proefschrift, Vrije Universiteit te Amsterdam,* 145 pages.

THIBAUD (J. M.) et MASSOUD (Z.), 1973. — Essai de classification des insectes Collemboles « cavernicoles » européens. *C.R. Acad. Sc. Paris,* t. 277, série D : 2137-2140.

THIBAUD (J. M.), 1977. — Intermue et température léthales chez les Insectes Collemboles Arthropléones. II : Isotomidae, Entomobryidae et Tomoceridae. *Rev. Écol. Biol. Sol,* **14**: 267-278.

THIBAUD (J. M.) et VANNIER (G.), 1978. — Relations entre les tailles, les biomasses, les teneurs en eau et en lipides chez deux espèces de Collemboles selon leur répartition dans la grotte de Sainte-Catherine (Ariège, France). *Rev. Écol. Biol. Sol,* **15**: 89-101.

VANDEL (A.), 1964. — Biospéologie — La Biologie des Animaux cavernicoles. *Gauthier-Villars Éditeur, Paris,* 619 pages.

VANNIER (G.), 1974 a. — Calcul de la résistance cuticulaire à la diffusion de vapeur d'eau chez un Insecte Collembole. *C.R. Acad. Sc. Paris,* t. 277 : 625-628.

VANNIER (G.), 1974 b. — Variations du flux d'évaporation corporelle et de la résistance cuticulaire chez *Tetrodontophora bielanensis* (Waga), Insecte Collembole, vivant dans une atmosphère à régime hygrométrique variable. *Rev. Écol. Biol. Sol,* **11**: 201-211.

VANNIER (G.), 1977. — Relations hydriques chez deux espèces de Tomoceridae (Insectes Collemboles) peuplant des niveaux écologiques séparés. *Bull. Soc. Zool. Fr.,* **102**: 69-79.

VANNIER (G.) et THIBAUD (J. M.), 1978. — Réduction ou perte totale de la capacité de régulation hydrique chez des espèces de Collemboles cavernicoles appartenant à la famille des Tomoceridae. *Bull. Soc. Écophysiol.,* **3**: 124-126.

VANNIER (G.), 1981. — Déséquilibre de la balance hydrique corporelle chez quatre espèces d'insectes Collemboles après un jeûne de courte durée. *Rev. Écol. Biol. Sol,* **18**: 29-38.